云 南 植 物 研 究 2007，29 (6)：694～700
Acta Botanica Yunnanica

昆虫取食和人工损伤处理对五种榕树挥发物释放的影响*

夏尚文[1,2]，陈 进[1**]
(1 中国科学院西双版纳热带植物园，云南 勐腊 666303，2 中国科学院研究生院，北京 100049)

摘要：比较了昆虫取食与人工损伤对五种生活型相同但来自不同演替阶段的榕树挥发物释放的影响。在叶片无损伤情况下，先锋种对叶榕（*Ficus hispida*）释放挥发物最多，顶级种高榕（*F. altissima*）释放最少，中间种木瓜榕（*F. auriculata*）、苹果榕（*F. oligodon*）和聚果榕（*F. racemosa*）居中。人工损伤处理后五种植物挥发物的释放均显著增加，挥发物释放量的大小顺序和无损伤情况下相一致。一点拟灯蛾幼虫取食后，先锋树种对叶榕的挥发物的释放被明显抑制，木瓜榕和苹果榕挥发物释放量释放显著增加，并同时释放一种广谱杀虫物质——桉油精。一点拟灯蛾幼虫不取食高榕叶片因而没有高榕被昆虫取食挥发物释放量释放数据。本研究表明来自不同演替阶段的榕树对昆虫取食与人工损伤对挥发物释放的影响确存在明显的差异。

关键词：榕属植物；演替阶段；挥发性物质；诱导防御；人工损伤
中图分类号：Q 948.12 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700(2007)06-694-07

Effect upon Volatiles Release in Five *Ficus* (Moraceae) Species by Herbivores and Artificial Damage

XIA Shang-Wen[1,2]，CHEN Jin[1**]
(1 *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*，*Chinese Academy of Sciences*，Mengla 666303，China；
2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*，Beijing 100049，China)

Abstract: The volatiles release of five *Ficus* species that from different successional stages with same lifeform were studied in order to understand how these species perform differently in response to herbivores. For the leaves without damage, the pioneer species *Ficus hispida* released more volatiles than *F. auriculata*, *F. oligodon*. and *F. racemosa*, while the climax species *F. altissima* released the least amount of volatiles. After the treatment of artificial damage, all five *Ficus* species showed a increased amount in their volatile release, and the quantity of volatile for the five species were in the same order as they preformed in leaves without damage. When treated with woolly bear, larvae of *Asota caricae* Boisduval, a common lepidopter on *Ficus* plants, a *F. hispida* showed a reduced amount for volatile releases, and *F. auriculata* and *F. oligodon* showed a significant increase in the amount of more volatiles release, among which, Eucalyptol, a general insecticidal substance was produced. *Asota caricae* refused to feed the leaves of *F. altissima*, thus no data for the volatile release for *F. altissima* under herbivores in this study. The study indicated that Ficus species from different successional stages indeed preformed different responses to herbivore feeding and artificial damage.

Key words: *Ficus* (Moraceae); Successional stage; Induced defense; Artificial damage; Volatile release

植物释放挥发物是一种正常的生理现象，其释放的挥发物在植物或与动物以及植物之间的相互关系中有重要的意义。在很多情况下，植物释放挥发物可能是生理过程中的正常的“泄漏”，

---

[*] 基金项目：国家自然科学基金项目 (30570316) 资助
[**] 通讯作者：Author for correspondence. E-mail：biotrans@bn.yn.cninfo.net
收稿日期：2007-02-12，2007-08-03 接受发表
作者简介：夏尚文 (1981-) 男，硕士，研究方向：进化生态学。E-mail：xsw@xtbg.org.cn

对植物本身并没有特别的意义（Niinemets 等，2004）。然而，有研究表明，植物被昆虫取食后，可以直接释放警告信息素驱逐植食性昆虫（Gibson and Pickett，1983）或阻止昆虫成虫产卵（De Moraes 等，2001）。植物甚至可以通过释放挥发物向植食性昆虫的某种捕食者传递“求救”信息，吸引“敌人”的“敌人”来帮助自己抵御植食性昆虫的危害（De Moraes 等，1998）。与此同时，植食性昆虫则可以利用植物释放挥发物来帮助它们寻找寄主，一些植物挥发性化合物可以被植食性昆虫利用作为昆虫性信息素的协同增效剂（Dickens 等，1990，Douglas 等，1993）。

植物经昆虫取食后其挥发性物质的释放量通常会显著的增加（Paré and Tumlinson，1999），但其生态学意义有待进一步探讨。有研究表明人工机械损伤后某些挥发性物质也会显著的增加释放量（Ping 等，2001），比较昆虫取食与机械虫“取食”后挥发物差异，发现除个别成分外，大部分挥发物成分相同，释放量相似（Mithofer 等，2005）。也有研究显示，挥发性物质的增加也许是因为植食性昆虫口腔唾液中某些物质诱导的结果（Turlings 等，2000）。分子水平研究表明昆虫取食后植物会启动茉莉酸途径对植食性昆虫进行直接或间接的防御（Turner 等，2002），但是人工损伤后植物也会启动茉莉酸途径（Hildmann 等，1992）。比较基因表达谱发现大部分基因表现一致，仅个别基因不同（Reymond 等，2000）。总体上看，这方面的研究仍相当不足，而比较昆虫取食和人工损伤条件下挥发性物质的变化仍然是探讨挥发物释放生态学意义的重要方法。

植物和侵咬昆虫之间的关系往往不是简单的一对一的关系，其相互作用是基于群落水平的（Chase 等，2000；Thaler 等，2001）。不同演替阶段中的植物受植食昆虫的危害的压力不同，植物用于生长、繁殖和防卫方面的投资比例也不一致。一些喜光的速生种可能更多的投资生长，而耐阴、生长缓慢的物种则可能更多投资防御（Coley，1983；Coley 等，1985；Xiang and Chen，2004）。早期“显现度假说”认为，演替早期的植物不宜为草食动物所发现，因此可以较少的投资防御物质来抵御侵咬；而处于演替后期的植物，暴露于草食动物（昆虫）的危险性更大，因此它们需要投资较多用于广谱的有效的防御（Rhoade and Cate，1976）。但是后来的研究对这种显现度假说提出质疑（Coley，1983；Marquis，2001）。解释植物防御植食昆虫的另一个重要假说“资源有效性假说”则认为，植物的生长和防御之间存在投资平衡（trade-off），不同的环境下同一种植物亦可能选择不同的防御策略及投资重心（Coley，1983；Coley 等，1985；Gulmon，1986）。早期的研究偏重于理解植物是选择防御还是选择忍耐（Chase 等，2000），而诱导型化学防御，包括直接防御和间接防御，在不同演替阶段的植物的防御系统中扮演什么角色，仍不是很清楚。

本研究拟选择生活型相同但来自于不同演替阶段的 5 种榕树为研究对象，比较其在一点拟灯蛾取食和人工损伤后挥发物差异。试图回答以下三个问题：（1）叶片无损伤情况下 5 种榕树挥发物的释放格局是什么？（2）一点拟灯蛾取食与人工损伤处理下 5 种榕树挥发物释放差异比较。（3）5 种榕树植物释放的挥发物对一点拟灯蛾的响应有何差异？

1　材料和方法

1.1　试验材料

本试验选用植食性昆虫为拟灯蛾科（Hypsidae）的一点拟灯蛾（*Asota caricae* Boisduval）幼虫。其对供试的几种榕树均有不同程度的取食（Xiang and Chen，2004）。

试验选用了桑科（Moraceae）榕属（*Ficus*）5 种榕树作为试验材料。对叶榕（*Ficus hispida* Linn.）为聚果榕亚属（Zhou and Gibert，2003），常生于低、中山杂木林中，喜光而耐旱，是一种典型的先锋树种（杨大荣等，2003）。苹果榕（*Ficus oligodon* Miq.）为聚果榕亚属（Zhou and Gibert，2003），喜生于低海拔山谷、沟边、湿润土壤地区。木瓜榕（*Ficus auriculata* Lour.）为聚果榕亚属（Zhou and Gibert，2003），在热带雨林中分布广，常常成组出现。聚果榕（*Ficus racemosa* Linn.）为聚果榕亚属（Zhou and Gibert，2003），热带雨林林内、林缘，疏林间隙中都有分布。高榕（*Ficus altissima* Bl.）为榕亚属（Zhou and Gibert，2003），是典型的雨林顶级树种（许再富等，1996）。

1.2　试验设置

供试 5 种榕树，均选择 3 月龄幼苗，设置一点拟灯蛾取食与人工损伤两种处理。一点拟灯蛾取食处理的试验流程如下：对每棵植株先在正常条件下采气 2 h，一点拟灯蛾取食处理后再采气 2 h。人工损伤处理对每棵树先在正常条件下采气 2 h，人工损伤处理后再采气 2 h。具

体方法如下。

一点拟灯蛾取食处理：在人工气候箱体里面，用防虫网将2～3龄已经饥饿12 h的一点拟灯蛾幼虫限定在植株顶端第一片完全展开叶上，让幼虫在黑暗条件下取食12 h。其中聚果榕因叶面积小，取两片完全展开叶。

人工损伤处理：在人工气候箱里面，用干净的剪刀沿叶缘剪去宽约2～3 mm的一周，黑暗条件下放置3 h。其中聚果榕因叶面积小，用两片完全展开叶均剪去半周。

挥发物采集：用“顶空收集法”（headspace collection）收集植物一点拟灯蛾取食后释放的挥发物。进气流量300 ml/min，采气流量160 ml/min。进气管装活性炭管过滤空气杂质，采气管端装美国产VCT-1/4-3-SPQ吸附管吸附植物挥发物。采气时气温30℃，相对湿度85%～90%。挥发物采集时光强度为培养箱左右前靠壁光强度6 000 lx，中央光强度3 000 lx左右。挥发物采集结束后用200 ml色谱纯二氯甲烷洗脱吸附管并将洗脱液装棕色密封瓶 -20℃低温保存。

1.3 挥发物的定性定量分析

将洗脱液浓缩到100 μl，再加入2/10000体积浓度的正辛烷和乙酸癸酯各10 μl作内标，用美国热电公司的Themo-Finnign Trace 2000气质联用仪分析植物挥发性物质的化学成分。分析参数：30 m色谱柱，载气为氦气，载气流量15 ml/min，恒流不分流模式，进样2 μl，电离室温度220℃，色谱柱升温模式为40℃维持5 min，然后3℃/min升温到180℃结束。

仪器生成的谱图在NIST Mass Spectral Database数据库检索，解析出植物挥发物的种类，用Auto Mass spectral Deconvolution & Identification System（AMDIS软件）分析出每张谱图的各化合物的峰面积，通过内标转换成质量，并除以其采气叶面积（单位 cm^2）和抽气时间（单位 h），得到了每棵植株在单位小时单位平方厘米上的各挥发物的释放量。一点拟灯蛾取食和人工损伤处理挥发物净增加值用log转换后用 *t* 检验法对其进行显著性检验。

2 试验结果

2.1 5种榕树的挥发物释放

经过解析，5种榕树一点拟灯蛾取食与人工损伤前后共释放46种挥发物，编号如下：（1）顺-3-己烯醛，（2）丁酸乙酯，（3）乙基环己烷，（4）1，2，4-三甲基环己烷，（5）叶醛，（6）β-萜品烯，（7）β-蒎烯，（8）1-异丙基-3-甲基环己胺，（9）β-月桂烯，（10）顺-3-乙酸己烯酯，（11）1-甲基-2-异丙基苯，（12）桉油精，（13）顺-β-罗勒烯，（14）反-β-罗勒烯，（15）石荠宁烯，（16）芳樟醇氧化物，（17）β-芳樟醇，（18）1，1-二甲基-3-亚甲基-2-乙烯基环己胺，（19）4反，6顺-2，6-二甲基-2，4，6-八三烯，（20）樟脑，（21）反-3-己烯丁酸酯，（22）甲基水杨酸，（23）十二烷，（24）2，6-二甲基十一烷，（25）2-丁基-1，1，3-三甲基环己胺，（26）顺-3-己烯基异戊酸，（27）吲哚，（28）α-荜澄茄油烯，（29）胡椒烯，（30）法呢烷，（31）1，1，3-三甲基-2-(3-甲基戊烷)，（32）β-榄香烯，（33）α-愈创烯，（34）新丁子香烯，（35）α-丁子香烯，（36）α-布藜烯，（37）1，1，4a，5，6-五甲基萘烷，（38）桉叶烷-3，7（11）-二烯，（39）β-荜澄茄油烯，（40）α-芹子烯，（41）顺，反-α-金合欢醇，（42）α-依兰油烯，（43）α-金合欢醇，（44）δ-杜松烯，（45）榧素，（46）十六烷。

叶片无损伤情况下，对叶榕叶片挥发物释放量最大，达到1190.2±957.2 pg/h/cm^2，挥发量大的气体成分为（18）1，1-二甲基-3-亚甲基-2-乙烯基环己胺和（14）反-β-罗勒烯；其次是苹果榕，挥发物量达到321.3±548.7 pg/h/cm^2，大量挥发的物质中除了（18），（14）以外，还有（43）α-金合欢醇；再次是聚果榕和木瓜榕，挥发物量分别达到45.6±84.0 pg/h/cm^2和55.0±66.1 pg/h/cm^2；高榕的挥发物量最小，仅为10.2±6.1 pg/h/cm^2，挥发物质和前面几种也不相同，主要是（6）β-萜品烯和（28）α-荜澄茄油烯（表1）。

2.2 5种榕树人工损伤处理后挥发物及其释放

比较人工损伤后五种榕树挥发物单位时间单位叶面积的净增加量（表2），结果发现，对叶榕人工损伤后挥发物增加量最大，增加了846.6±679.5 pg/h/cm^2；聚果榕、苹果榕和木瓜榕居中，分别增加了约481.6±806.6 pg/h/cm^2，356.5±149.1 pg/h/cm^2，215.4±235.5 pg/h/cm^2；高榕人工损伤后增加量最少，增加了38.9±15.8 pg/h/cm^2。

比较五种榕树人工损伤后呈大量的挥发性物质（图1），五树种均有显著增加的挥发物仅有（14）反-β-罗勒烯。先锋种对叶榕不显著但特异增加的挥发物有（10）顺-3-乙酸己烯酯；顶级种高榕特异增加的有（7）β-蒎烯，（29）胡椒烯，（39）β-荜澄茄油烯；三个演替中间种中仅苹果榕（18）1，1-二甲基-3-亚甲基-2-乙烯基环己胺特异增加。此外对叶榕、聚果榕、苹果榕的（13）顺-β-罗勒烯，对叶榕和木瓜榕的（43）α-金合欢醇，木瓜榕和高榕的（44）δ-杜松烯均有显著增加。

表 1　叶片无损伤情况下五种榕树释放的挥发性有机化学物质

Table 1　The volatile organic chemicals (VOC) of five *Ficus* species with leave undamaged

编号 No.	对叶榕 *F. hispida*		聚果榕 *F. racemosa*		木瓜榕 *F. auriculata*		苹果榕 *F. oligodon*		高榕 *F. altisima*	
	X±SD (n = 8)	%	X±SD (n = 8)	%	X±SD (n = 8)	%	X±SD (n = 6)	%	X±SD (n = 3)	%
5	8.38±12.05	0.7	0.54±1.52	1.17	——	0	——	0	——	0
6	1.35±3.01	0.11	0.14±0.39	0.31	0.05±0.13	0.08	0.79±1.31	0.25	5.31±1.01	52.3
10	99.56±76.38	8.37	14.87±42.06	32.61	1.27±2.41	2.31	0.20±0.48	0.06	——	0
11	0.25±0.39	0.02	0.04±0.12	0.09	0.35±0.68	0.63	0.25±0.31	0.08	0.04±0.04	0.38
13	3.53±4.33	0.3	0.20±0.41	0.44	0.66±1.23	1.21	6.48±10.56	2.02	——	0
14	200.12±285.91	16.81	8.85±10.82	19.4	25.15±46.34	45.73	99.97±144.09	31.11	——	0
15	0.03±0.07	0	0.01±0.02	0.02	0.53±0.84	0.96	0.81±0.94	0.25	0.81±0.84	8.01
18	705.01±658.28	59.23	8.03±12.85	17.6	10.93±18.44	19.87	29.67±38.18	9.23	——	0
19	0.17±0.34	0.01	——	0	——	0	1.52±2.79	0.47	——	0
20	——	0	0.12±0.35	0.27	——	0	0.13±0.28	0.04	0.21±0.36	2.06
21	56.96±104.19	4.79	——	0	——	0	——	0	——	0
22	95.91±165.42	8.06	3.75±10.60	8.22	——	0	——	0	——	0
23	1.54±2.23	0.13	0.82±2.33	1.8	0.79±1.52	1.45	0.16±0.28	0.05	——	0
26	2.26±4.19	0.19	0.96±2.73	2.11	——	0	——	0	——	0
28	——	0	0.08±0.22	0.17	0.20±0.43	0.36	0.61±1.16	0.19	2.20±2.62	21.69
32	7.38±10.40	0.62	0.16±0.30	0.35	——	0	0.20±0.49	0.06	——	0
33	——	0	2.56±4.12	5.61	——	0	——	0	——	0
35	0.05±0.15	0	0.45±1.11	0.98	——	0	0.05±0.13	0.02	0.43±0.41	4.23
37	1.49±3.44	0.13	0.84±1.65	1.84	0.24±0.39	0.43	0.16±0.39	0.05	——	0
39	——	0	——	0	——	0	0.71±1.32	0.22	0.76±1.32	7.5
40	——	0	1.45±4.09	3.17	——	0	——	0	——	0
43	0.85±2.40	0.07	1.26±2.68	2.76	14.00±34.05	25.45	167.44±379.65	52.11	——	0
44	——	0	——	0	——	0	0.41±0.53	0.13	0.17±0.29	1.64
45	——	0	——	0	——	0	9.03±14.78	2.81	——	0
46	2.14±4.40	0.18	——	0	0.72±1.65	1.3	——	0	0.22±0.38	2.18
总和 Total	1190.22	100	45.59	100	55.00	100	321.33	100	10.15	100

各数据点单位是 pg/h/cm^2；**释放比例大于** 10%**的挥发物用黑体标注。**

The unit of date is pg/h/cm^2; The bold sign show the VOC which is more than 10% .

5. Leaf Aldehyde **叶醛**；6. β-terpinene **β-萜品烯**；10. (Z)-3-Hexenyl Acetate **顺-3-乙酸己烯酯**；11. 1-Methyl-2-isopropylbenzene **1-甲基-2-异丙基苯**；13. (Z)-β-Ocimene **顺-β-罗勒烯**；14. (E)-β-Ocimene **反-β-罗勒烯**；15. moslene **石荠宁烯**；18. 1，1-Dimethyl-3- methylene- 2-vinylcyclohexane **1，1-二甲基-3-亚甲基-2-乙烯基环己胺**；19. (4E，6Z)-2，6-Dimethyl-2，4，6-octatriene **4 反，6 顺-2，6-二甲基-2，4，6-八三烯**；20. Campho **樟脑**；21. E-3-Hexenyl Butyrate **反-3-己烯丁酸酯**；22. Methyl Salicylate **甲基水杨酸**；23. Dodecane **十二烷**；26. (Z)-3-Hexenyl isovalerate **顺-3-己烯基异戊酸**；28. α-Cubebene **α-荜澄茄油烯**；32. β-Elemene **β-榄香烯**；33. α-Guaiene **α-愈创烯**；35. α-Caryophyllene **α-丁子香烯**；37. 1，1，4a，5，6-Pentamethyl decahydronaphthalene **1，1，4a，5，6-五甲基萘烷**；39. β-Cubebene **β-荜澄茄油烯**；40. α-Selinene **α-芹子烯**；43. α-Farnesene **α-金合欢醇**；44. δ-Cadinene **δ-杜松烯**；45. Dendrolasin **榧素**；46. Hexadecane **十六烷**。

表 2　五种榕树叶片无损伤情况下和人工损伤及一点拟灯蛾取食处理后挥发物总释放量比较

Table 2　The comparison of Volatiles release of five *Ficus* species under leave undamaged, artificial damage and *Asota caricae* feeding

树种 Species	**正常条件** Normal condition		**人工损伤净增加** Increasing after artificial damage		**一点拟灯蛾取食净增加** Increasing after *Asota caricae* feeding	
	X±SD (pg/h/cm^2)	n	X±SD (pg/h/cm^2)	n	X±SD (pg/h/cm^2)	n
对叶榕 *F. hispida*	1190.2±957.2	8	846.6±679.5	3	-139.9±832.8	5
聚果榕 *F. racemosa*	45.6±84.0	8	481.6±806.6	3	100.1±123.0	5
木瓜榕 *F. auriculata*	55.0±66.1	8	215.4±235.5	3	2117.8±3434.2	4
苹果榕 *F. oligodon*	321.3±548.7	6	356.5±149.1	3	215.4±235.5	3
高榕 *F. altissima*	10.2±6.1	3	38.9±15.8	3		

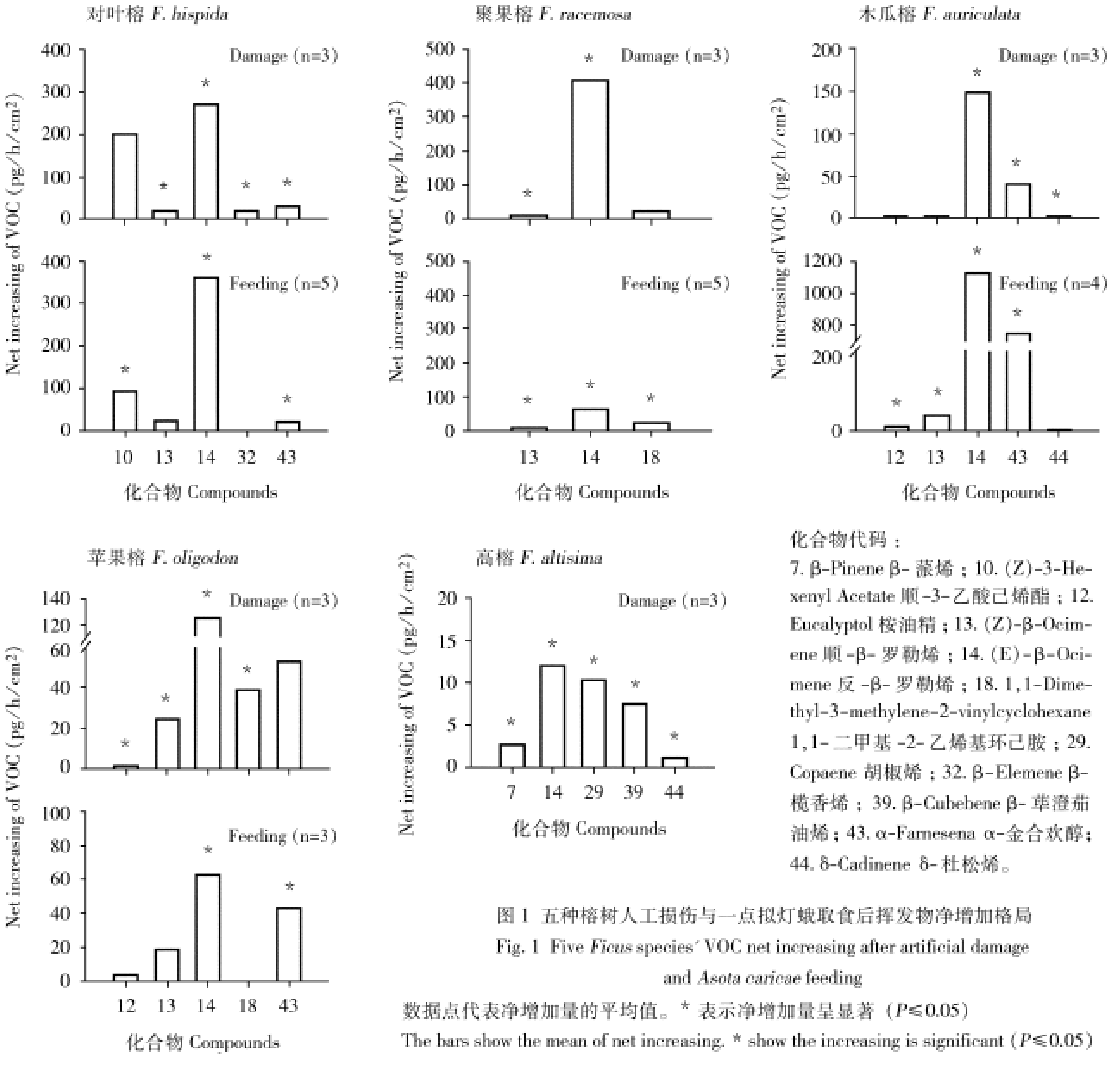
2.3　4 种榕树一点拟灯蛾取食处理后挥发物释放及与人工损伤格局比较

因为一点拟灯蛾幼虫不取食高榕叶片，所以没有取食后挥发物变化数据。其它 4 种榕树中，木瓜榕在一点拟灯蛾取食后挥发物增加量最大，增加了约 2117.8±3434.2 pg/h/cm^2；苹果榕和聚

果榕居中，分别为 220.3 ± 242.4 pg/h/cm² 和 100.1±123.0 pg/h/cm²；对叶榕挥发物的释放反而减少了约 139.9±832.8 pg/h/cm² (表 2)。一点拟灯蛾取食处理后各树种均显著增加的挥发物有 (14) 反-β-罗勒烯，对叶榕特异增加的挥发物有 (10) 顺-3-乙酸己烯酯，此外对叶榕、木瓜榕、苹果榕的 (43) α-金合欢醇，聚果榕的 (18) 1，1-二甲基-3-亚甲基-2-乙烯基环己胺，木瓜榕的 (12) 桉油精亦均有显著增加 (图 1)。

对比四种榕树人工损伤与一点拟灯蛾取食后总挥发物净增加量差异 (表 2)，对叶榕和聚果榕一点拟灯蛾取食后挥发物增加量少于人工损伤后增加量；木瓜榕一点拟灯蛾取食后增加量明显多于人工损伤后增加量；仅苹果榕人工损伤和一点拟灯蛾取食处理后挥发物释放量基本相同。

一点拟灯蛾取食与人工损伤后 4 种榕树释放的各种挥发物除对叶榕的 (32) β-榄香烯，木瓜榕的 (44) δ-杜松烯，苹果榕的 (18) 1，1-二甲基-3-亚甲基-2-乙烯基环己胺在一点拟灯蛾取食后有不同程度的减少 (图中表示为空缺) 外，均表现出增加趋势 (图 1)，(14) 反-β-罗勒烯是人工损伤后增加量最大的挥发物，一点拟灯蛾取食后增加量仍然表现为最大；各榕树人工损伤后增加量位居二位的挥发物，一点拟灯蛾取食后仍然位居二位。其它少量增加的挥发物则出现一定的波动。



化合物代码：

7. β-Pinene β-蒎烯；10. (Z)-3-Hexenyl Acetate 顺-3-乙酸己烯酯；12. Eucalyptol 桉油精；13. (Z)-β-Ocimene 顺-β-罗勒烯；14. (E)-β-Ocimene 反-β-罗勒烯；18. 1,1-Dimethyl-3-methylene-2-vinylcyclohexane 1,1-二甲基-2-乙烯基环己胺；29. Copaene 胡椒烯；32. β-Elemene β-榄香烯；39. β-Cubebene β-荜澄茄油烯；43. α-Farnesena α-金合欢醇；44. δ-Cadinene δ-杜松烯。

图 1 五种榕树人工损伤与一点拟灯蛾取食后挥发物净增加格局

Fig. 1 Five *Ficus* species' VOC net increasing after artificial damage and *Asota caricae* feeding

数据点代表净增加量的平均值。* 表示净增加量呈显著 ($P≤0.05$)

The bars show the mean of net increasing. * show the increasing is significant ($P≤0.05$)

3　讨论

叶片无损伤情况下5种榕树释放的挥发物以先锋种对叶榕最多，顶级种高榕最少，中间种苹果榕、木瓜榕和聚果榕居中。与植物热耐受相关的异戊二烯类化合物在不同的群落演替阶段植物中也存在类似差异格局（Klinger 等，1998；Li and Klinger，2001）。

人工损伤后5种榕树间挥发物净增量的格局与叶片无损伤情况下基本相似（表2），均为对叶榕最多，高榕最少，聚果榕、木瓜榕和苹果榕居中，增加的挥发物可能来自受到破坏的组织和液泡内挥发物的直接释放。而各榕树叶面积与叶周长比基本相似，所以增加比例也基本相似。一点拟灯蛾取食后四种榕树挥发物净增加量呈现出与人工损伤处理不同的格局（表2），对叶榕挥发物释放受到了抑制，聚果榕相对于人工损伤有所减少，苹果榕基本持平，木瓜榕显著增加。植物这种一点拟灯蛾取食与人工损伤处理后挥发物释放格局的差异提示植物可能对昆虫取食与人工损伤有不同的反应模式。这也许是因为植食性昆虫口腔唾液中某些物质诱导的结果（Turlings 等，2000），Voelckel 等（2001）研究表明，烟草 tobacco（*Nicotiana tabacum* Linn.）能通过识别烟草专食昆虫 *Manduca sexta* 幼虫唾液成分调整防御策略来提高自己适合度。因此，几种榕树也有可能识别一点拟灯蛾唾液成分而采取合适自己的防御策略，但尚需进一步研究证实。

相对于苹果榕和高榕，一点拟灯蛾幼虫对先锋种对叶榕表现出更强的取食偏好，可能是由于对叶榕有更好的营养价值（Xiang and Chen，2004），也可能是其成虫喜欢将卵产于对叶榕叶片上，因为鳞翅类昆虫对阳光充足环境的植物有产卵喜好（McKay，1991）。对叶榕一点拟灯蛾取食后挥发物释放量反而少于正常条件下挥发量，其机理有待进一步的探讨。此外，对叶榕特异释放的（10）顺-3-乙酸己烯酯（图1）可被棉铃虫和苹果蠹蛾雄蛾用作性信息素协同增效物（Douglas 等，1993），且在柳属10种植物中表现为此挥发物释放越多，植物对甲虫的抗性越弱（Peacock 等，2001），（10）顺-3-乙酸己烯酯的存在也许也揭示了对叶榕抗性系统的脆弱。

三个中间种中，聚果榕其营养成分与对叶榕相似，对一点拟灯蛾也有较强的吸引（Xiang and Chen，2004），一点拟灯蛾取食后挥发物增加量也少于人工损伤后增加量，既没有被显著压制，也没有相对人工损伤的显著增长和广谱杀虫剂的释放，表现为一种过渡类型，其喜阳又耐阴的特性印证了这一点。木瓜榕和苹果榕营养成分相对较差，叶片硬度也要大很多，具有对一点拟灯蛾的抗性特征（Xiang and Chen，2004），只有在食物相对紧缺的情况下才被一点拟灯蛾取食，一点拟灯蛾取食后其挥发物释放显著增加，可能是其积极防御的表现。它们释放的（12）桉油精（图1）具有一种广谱杀虫效果（James 等，1987；Prates 等，1998；De Vincenzi 等，2002），证明了这种积极防御的存在。

此外，关于（14）反-β-罗勒烯（图1），有研究表明它能在植物之间传递信号，启动受体植物的茉莉酸和水杨酸信号途径（刘春林等，2004），黄瓜 Cucumber（*Citrullus vulgaris* Schrad.）、苹果 apple（*Malus pumila* Mill.）、棉花 cotton（*Gossypium hirsutum* Linn.）、玉米 maize（*Zea mays* L.）、土豆 potato（*Solanum tuberosum* Linn.）、烟草等植物受昆虫取食后该物质都有大量释放（Paré and Tumlinson，1999），在5种供试榕树中也表现为一点拟灯蛾取食（或人工损伤）后显著或大量的释放，暗示着这些植物昆虫取食后可能向相邻植物传递植食性昆虫入侵信息。

本研究初步表明，正常条件下先锋种对叶榕释放挥发物最多，顶级种高榕释放挥发物最少，其它三个中间种居中。人工损伤和一点拟灯蛾取食后挥发物释放格局有较大差异。木瓜榕和苹果榕等中间种虫咬后释放的挥发物对一点拟灯蛾的抗性要强于先锋种对叶榕。

致谢　中国科学院西双版纳热带植物园纳智副研究员对实验提供技术支持；曹坤芳研究员，刘方邻副研究员对实验数据分析提供帮助；杨效东副研究员对文章撰写提供帮助；李维秀女士、姜艳娟女士、赖菡女士、张霜先生在实验中提供了很多帮助。

〔参　考　文　献〕

许再富，朱华，杨大荣等，1996. 滇南热带雨林榕树类群多样性及生态学意义［A］. 热带植物研究论文报告集［C］. 第4

集. 昆明: 云南大学出版社, 1—15

Chase JM, Leibold MA, Simms E, 2000. Plant tolerance and resistance in food webs: community-level predictions and evolutionary implications [J]. *Evolut Ecol*, **14** (4): 289—314

Coley PD, 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest [J]. *Ecol Monogr*, **53** (2): 209—233

Coley PD, Bryant JP, Chapin FS, 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense [J]. *Science*, **230** (4728): 895—899

De Moraes CM, Lewis WJ, Paré PW *et al*. 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids [J]. *Nature*, **393** (6685): 570

De Moraes CM, Mescher MC, Tumlinson JH, 2001. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females [J]. *Nature*, **410** (6828): 577

De Vincenzi M, Silano M, De Vincenzi A *et al*. 2002. Constituents of aromatic plants: eucalyptol [J]. *Fitoterapia*, **73** (3): 269—275

Dickens JC, Jang EB, Light DM *et al*. 1990. Enhancement of insect pheromone responses by green leaf volatiles [J]. *Naturwissenschaften*, **77** (1): 29—31

Douglas ML, Robert AF, Ronald GB *et al*. 1993. Host-plant green-leaf volatiles synergize the synthetic sex pheromones of the corn earworm and codling moth (Lepidoptera) [J]. *Chemoecology*, **4** (3): 145—152

Gibson RW, Pickett JA, 1983. Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone [J]. *Nature*, **302** (5909): 608—609

Gulmon SL, Mooney HA, 1986. Costs of defense on plant productivity [A]. In: Givnish TJ ed, On the Economy of Plant Form and Function [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 681—698

Hildmann T, Ebneth M, Pena-Cortes H *et al*. 1992. General roles of abscisic and jasmonic acids in gene activation as a result of mechanical wounding [J]. *The Plant Cell*, **4** (9): 1157—1170

James AK, Mark VD, Manuel FB, 1987. 1, 8-Cineole (Eucalyptol), a mosquito feeding and ovipositional repellent from volatile oil of *Hemizonia fitchii* (Asteraceae) [J]. *J Chem Ecol*, **13** (12): 2131—2141

Klinger LF, Greenberg J, Guenther A *et al*. 1998. Patterns in volatile organic compound emissions along a savanna-rainforest gradient in central Africa [J]. *J Geophys Res*, **103** (D1): 1443—1454

Li QJ, Klinger LF, 2001. The correlation between the volatile organic compound emissions and the vegetation succession of the ecosystems in different climatic zones of china [J]. *Acta Bot Sin*, **43** (10): 1065—1071

Liu CL (**刘春林**), Ruan Y (**阮颖**), Guan CY (**官春云**), 2004. The signaling molecular β-ocimene induced response pattern of defense genes [J]. *Chin Sci Bull* (**科学通报**), **49** (22): 2373—2374

Marquis RJ, Diniz IR, Morais HC, 2001, Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and phthogen attack in Brazilian cerrado [J]. *J Trop Ecol*, **17** (1): 127—184

McKay HV, 1991. Egg-laying requirements of woodland butterflies; brimstones (*Gonepteryx rhamni*) and alder buckthorn (*Frangula alnus*) [J]. *J Appl Ecol*, **28** (2): 731—743

Mithofer A, Wanner G, Boland W, 2005. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves. II. continuous mechanical wounding resembling insect feeding is sufficient to elicit herbivory-related volatile emission [J]. *Plant Physiol*, **137** (3): 1160—1168

Niinemets ü, Loreto F, Reichstein M, 2004. Physiological and physicochemical controls on foliar volatile organic compound emissions [J]. *Trends Plant Sci*, **9** (4): 180—186

Paré PW, Tumlinson JH, 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores [J]. *Plant Physiol*, **121** (2): 325—331

Peacock L, Lewis M, Powers S, 2001. Volatile compounds from *Salix* spp. *varieties* differing in susceptibility to three willow beetle species [J]. *J Chem Ecol*, **27** (10): 1943—1951

Ping LY, Shen YB, Jin YJ *et al*. 2001. Leaf volatiles induced by mechanical damage from diverse taxonomic tree species [J]. *J Integr Plant Biol*, **43** (3): 261—266

Prates HT, Leite RC, Craveiro AA *et al*. 1998. Identification of some chemical components of the essential oil from molasses grass (*Melinis minutiflora* Beauv.) and their activity against cattle-tick (*Boophilus microplus*) [J]. *J Brazilian Chem Soc*, **9** (2): 193—197

Reymond P, Weber H, Damond M *et al*. 2000. Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, **12** (5): 707—720

Rhoades DF, Cates RG, 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry [A]. In: Wallace J, Mansell RL eds, Biochemical Interactions between Plants and Insects: Recent Advances in Phytochemisty 10 [M]. New York: Plenum Press, 168—213

Thaler JS, Stout MJ, Karban R *et al*. 2001. Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores [J]. *Ecol Entomol*, **26** (3): 312—324

Turlings TCJ, Alborn HT, Loughrin JH *et al*. 2000. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of spodoptera exigua: isolation and bioactivity [J]. *J Chem Ecol*, **26** (1): 189—202

Turner JG, Ellis C, Devoto A, 2002. The jasmonate signal pathway [J]. *The Plant Cell*, **14** (S1): S153—S164

Voelckel C, Schittko U, Baldwin IT, 2001. Herbivore-induced ethylene burst reduces fitness costs of jasmonate- and oral secretion-induced defenses in *Nicotiana attenuata* [J]. *Oecologia*, **127** (2): 274—280

Xiang H, Chen J, 2004. Interspecific variation of plant traits associated with resistence to herbivory among four species of *Ficus* (Moraceae) [J]. *Ann Bot*, **94** (3): 1—8

Yang DR (**杨大荣**), Peng YQ (**彭艳琼**), Wang QY (**王秋艳**) *et al*. 2003. The structure of insect communities and the ecological characteristics of the functional groups in syconia of three fig trees species in Xishuangbanna, China [J]. *Acta Ecol Sin* (**生态学报**), **23** (9): 1798—1806

Zhou ZK, Gilbert MG, 2003. Moraceae [A]. In: Wu ZY ed, Flora of China, 5 [M]. Beijing: Science Press, 21—73